Кісткова субституція внутрішнього скелета в прогресивній еволюції наземних хребетних. Мажуга П. М.— Вестн. зоол., 1992, № 2.— Розглянуто умови і фактори, що спричиняються до появи одно- та багатоядерних кластичних клітин під час розвитку кістяка. Ці клітини виконують провідну роль в процесах заміщення кісткою провізорних хрящових закладин та під час адаптивного ремоделювання кістяка. Одноядерні кластичні клітини здатні до резорбції лише некальцифікованого хряща. Кальцифікований хрящ і кістка резорбуються за участю багатоядерних хондро- і остеокластів; за походженням і функцією вони є ідентичними диференціюваннями.

Internal Skeleton Ostial Substitution in Progressive Evolution of the Terrestrial Vertebrates. Mazhuga P. M.— Vestn. zool., 1992, N 2.— Conditions and factors of mono- and multinucleated clastic cells appearance are considered as playing a leading role in processes of cartilage model substitution by bone and in adaptive skeleton re-modeling. Mononucleated clastic cells are able to remove uncalcified hyaline cartilage. Multinucleated chondro- and osteoclasts resorb calcified cartilage and bone; according to their origin and function they represent identic differentiations.

УДК 591.498.061.1:574.91

О. А. Горошко, Г. В. Фесенко, А. Н. Цвелых

ВОЗРАСТНЫЕ И ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ ФОРМЫ ВЕРШИНЫ КРЫЛА БОЛЬШОЙ СИНИЦЫ

Известно, что у подвидов и популяций, совершающих более протяженные миграции, крылья более заостренные (правило Сибома). Аэродинамическое качество таких крыльев выше, в связи с чем они более выгодны при дальних перелетах, так как позволяют совершать их с меньшими энергетическими затратами. Однако в случае частых взлетов и посадок, т. е. при полете с большими углами атаки (Гладков, 1949), выгоднее иметь более закругленное крыло. Поэтому птицам, мигрирующим на небольшие расстояния, предпочтительнее обладать более закругленными крыльями, что позволяет им существенно расширить свои летные возможности.

Совсем недавно выяснилось, что правилом Сибома могут быть объяснены и возрастные различия в форме вершины крыла, обнаруженные у некоторых видов птиц (Цвелых, Дядичева, 1986; Цвелых, 1989). Однако дальнейшие исследования этого феномена наталкиваются на недостаточный уровень наших знаний о различиях в биологии возрастных групп птиц. Поэтому в качестве объекта исследования мы выбрали относительно хорошо изученный вид — большую синицу (*Parus major* L.).

Материал и методика. Работы проводились на Лебедевском стационаре Института зоологии АН Украины * в сентябре—октябре 1986—1988 гг. в период массовой миграции больших синиц вдоль берега Киевского водохранилища. Исследовались живые птицы, отлавливавшиеся стационарной ловушкой рыбачинского типа. Всего измерено 362 особи.

У отловленных птиц определялся пол и возраст (Виноградова и др., 1976). Для характеристики степени заостренности вершины крыла использовался индекс, разработанный ранее (Цвелых, 1983). В данном случае разница в длине 3-го и 5-го первостепенных маховых соотносилась с длиной 4-го. Измерения проводили при помощи линейки с упором на прижатом и расправленном крыле.

Результаты и обсуждение. Прежде, чем представить результаты и перейти к их обсуждению, остановимся на некоторых особенностях биологии большой синицы. В отличие от западноевропейских популяций большой синицы, которые являются практически оседлыми, некоторая часть популяций Восточной Европы совершает дальние перелеты. Их протяженность подчас превышает тысячу километров (Долбик, 1965; Паевский, 1985; Полуда, 1986).

Характер миграционных перемещений разных половозрастных групп, особенно у такого тяготеющего к оседлости вида как большая

* Авторы выражают глубокую благодарность руководителю стационара А. М. Полуде за помощь, оказанную в работе.

синица, может существенно отличаться. Действие отбора на оседлость различно у сеголеток и взрослых птиц. Так, например, взрослые особи, гнездящиеся в Ленинградской обл., в большей части предпочитают зимовать либо непосредственно на участках гнездования, либо вблизи от них (Носков, Смирнов, 1981). Сходное положение отмечено и для взрослых самцов, районом гнездования которых является Киевская обл. (Костюшин, Фесенко, 1987).

Общеизвестно, что молодые особи у большинства видов после становления на крыло показывают значительную дисперсию в направлениях разлета, связанную с потребностью вида в расселении, а также предпринимают наиболее протяженные сезонные перелеты. При этом анализ кольцевания больших синиц на Куршской косе показал, что средняя длина пролетных путей молодых самок достоверно больше, чем у молодых самцов (Паевский, 1985). О большей склонности к миграции молодых больших синиц, наиболее проявляющейся у самок, говорят и данные кольцевания в Киевской обл. (Полуда, 1986).

Интересны результаты, полученные при кольцевании больших синиц в Великобритании, где эти птицы оседлы. Оказалось, что молодые самки в первый год жизни гнездятся на достоверно большем расстоянии от места рождения, чем молодые самцы (Greenwood et al., 1979). В отношении половых различий у взрослых птиц четкие данные пока отсутствуют, однако имеются указания на то, что и в этой группе самки чаще предпринимают дальние перелеты, чем самцы (Паевский, 1985; Полуда, 1986).

Таким образом, именно у молодых птиц следует ожидать морфологические адаптации к перелетам большей протяженности. Из таблицы мы видим, что как молодые самцы, так и молодые самки достоверно более острокрылые, чем взрослые птицы.

Индексы заостренности крыла возрастных и половых групп большой синицы, %

Группы	*n*	M±м	Уровень значимости
Молодые самки	140	—1,92±0,068	0,001
Старые самки	62	—2,51±0,107	
Молодые самцы	100	—2,03±0,074	0,02
Старые самцы	60	—2,37±0,123	

Учитывая вышеизложенное, можно предположить, что самки в каждой возрастной группе должны иметь более заостренные крылья, чем самцы. Однако анализ полученных результатов (таблица) показывает, что половые различия в обеих возрастных группах пока недостоверны. Причем, если молодые самки действительно оказались более острокрылыми, чем самцы, то у старых самок заостренность крыла наименьшая среди сравниваемых групп. Мы не стали бы обсуждать здесь этот вопрос, если бы не ряд фактов, свидетельствующих в пользу того, что отмеченная особенность, по-видимому, неслучайна. Исследования формы вершины крыла пеночек-весничек (*Phylloscopus trochillus* (L.) показали, что взрослые самки достоверно менее острокрылые, чем возрослые самцы (Tianen, Hanski, 1975). Та же особенность выявлена на небольшой выборке взрослых пеночек-теньковок (*Phylloscopus collybita* (Vieill.) Сравнение половозрастных групп зябликов (*Fringilla coelebs* L.) показывает, что последовательность увеличения индекса заостренности такая же, как и у синиц: взрослые самки — взрослые самцы — молодые самцы — молодые самки (Цвелых, Дядичева, 1986).

Таким образом, большая заостренность крыльев молодых самок, как наиболее подвижной половозрастной группы, соответствует исход-

ным предположениям, однако наибольшая закругленность крыльев взрослых самок пока не имеет объяснения. Данный вопрос требует специального исследования, тем не менее мы хотели бы высказать ряд соображений, которые могут оказаться полезными при выяснении причин этого явления.

По-видимому, причину рассматриваемого феномена следует искать в условиях, которые складываются в период размножения. Как известно, масса самок в этот период резко увеличивается за счет роста массы полового аппарата. В связи с этим центр тяжести птицы смещается каудально. Значение такого смещения подробно рассмотрено В. Р. Дольником (1975). Он показал, что размещение на теле птицы дополнительных жировых запасов, используемых ею в процессе миграционного полета, неслучайно. Жировые депо заполняются в такой последовательности, чтобы центр тяжести при этом не смещался. Кроме того, увеличение полетной массы птицы (особенно каудально от центра тяжести), по мнению Дольника, требует увеличения скорости полета.

Очевидно, что уравновесить смещение центра тяжести (например, за счет отложения жира в передней части тела) самка мелкой птицы в период размножения не может, не говоря уже о том, что такая компенсация потребовала бы дополнительного увеличения массы. Вряд ли целесообразно для птиц закрытых биотопов в период размножения увеличивать и скорость полета. Выходом в этой ситуации будет, по-видимому, увеличение закругленности крыла, так как крыло такого типа создает при полетах дополнительную подъемную силу (Гладков, 1949). Эту тенденцию мы наблюдаем в рассматриваемом случае. Предлагаемое объяснение должно относиться преимущественно к мелким птицам, поскольку крупные птипы имеют иные весовые соотношения.

Возникает вопрос, почему это явление не проявляется у молодых самок, часть из которых принимает участие в размножении на первом году жизни? Здесь, как нам кажется, мы сталкиваемся с проявлением разнонаправленного давления отбора. С одной стороны, в целях получения преимуществ для преодоления более протяженного пролетного пути отбор действует в сторону увеличения остроты крыла, с другой, в период размножения возникает необходимость в более тупом крыле. Приступающий после перезимовки к размножению молодняк, сохраняя прежнюю остроту крыла, уступает взрослым самкам в маневренности, которая необходима для более эффективного сбора корма. Однако уже в силу своих физиологических особенностей вклад молодых самок в общую продуктивность ниже, чем у старых (Perrins, Moss, 1974; Паевский, 1985).

При констатации большей пригодности крыла молодняка для перелетов на дальность, а у взрослых для более маневренного полета, позволяющего эффективнее собирать корм, возникает вопрос о худшем положении молодых птиц, зимующих совместно со взрослыми. Поэтому можно предположить, что меньшая приспособленность молодняка к полету под большими углами атаки должна как-то влиять на показатель его зимней смертности. Материалы о посезонном изменении соотношения взрослых и молодых синиц, собранные в Окском заповеднике, не подтверждают это предположение (Нумеров, 1987). В период перезимовки соотношение возрастных групп практически то же, что и весной. Отсюда правомерен вывод о незначительной роли, если такая имеется, формы вершины крыла, как причины, влияющей на уровень смертности молодняка большой синицы зимой. Однако нельзя отрицать что зимующие молодые птицы по отношению ко взрослым находятся все же в иных условиях. В этом плане небезынтересны данные, показывающие разделение московок, хохлатых синиц, гаичек, пищух и корольков по кормовым нишам в смешанных зимних стаях (Norberg, 1981). Исследуя морфологию скелета передних конечностей этих видов в связи с используемыми ими типами полета и местами сбора корма в кроне ели, автор

установил существование морфологических отличий только у пищухи и королька, хотя разделение кормовых ниш отмечалось у всех видов, в том числе и у синиц. По мнению Норберга, применяемый птицами тип полета для обследования разных кормовых ниш может обуславливаться не только скелетом крыла, но в большей степени формой первостепенных маховых перьев. Таким образом, форма крыла может служить признаком, указывающим на разделение видов по разным нишам при сборе корма.

Приведенные ранее сведения о практически незначительном изменении соотношения взрослых и молодых особей большой синицы весной по сравнению с зимой говорят о том, что птицы обеих групп добывают на зимовке корм в достаточных количествах. В то же время, нельзя забывать о различиях в форме перьев крыла у молодых и взрослых птиц, а значит и о возможных различиях в применяемом типе полета при сборе корма. Следовательно, предположение, сделанное Норбергом о разделении кормовых ниш в связи с разной формой крыла у птиц разных видов, вероятно, можно применить и для разных возрастных групп большой синицы.

Виноградова Н. В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А. Определитель пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР.— М.: Наука, 1976.— 191 с.

Гладков Н. А. Биологические основы полета птиц.— М.: Изд-во Моск. о-ва испытателей природы, 1949.— 243 с.

Долбик М. С. Зимовки и миграции птиц Белоруссии по данным кольцевания // Экология позвоночных животных Белоруссии.— Минск, 1965.— С 90—100.

Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц.— М.: Наука, 1975.— 398 с.

Костюшин В. А., Фесенко Г. В. Материалы по биологии большой синицы в зимний период на Киевщине.— Киев, 1987.— 10 с.— Деп. в ВИНИТИ 15.12.87. № 8744-В87.

Носков Г. А., Смирнов О. П. Территориальное поведение и миграции большой синицы (Parus m. major L.) // Экология птиц Приладожья.— Л., 1981.— С. 100—130.— (Тр. Биол. НИИ Ленингр. ун-та; № 32).

Нумеров А. Д. Популяционная экология большой синицы в Окском заповеднике // Орнитология.— 1987.— Вып. 22.— С. 3—21.

Паевский В. А. Демография птиц.— Л.: Наука, 1985.— 285 с.

Полуда А. М. Половозрастной состав пролетных группировок некоторых видов птиц на севере Украины : Тез. докл. I съезда Всесоюз. орнитол. о-ва и IX Всесоюз. орнитол. конф. 16—20 дек. 1986 г.— Л., 1986.— Ч. 2.— С. 156—157.

Цвелых А. Н. Форма вершины крыла птиц и ее оценка // Вестн. зоологии.— 1983.— № 6.— С. 54—58.

Цвелых А. Н. Изменение формы вершины крыла в онтогенезе у сороки (проверка двух гипотез) // Журн. общей биологии.— 1989.— **50**, № 4.— С. 541—544.

Цвелых А. Н., Дядичева Е. А. Правило Сибома и поло-возрастные различия в форме вершины крыла у зяблика // Вестн. зоологии.— 1986.— № 2.— С. 50—54.

Greenwood P. J., Harvey P. H., Perrins Ch. M. The role of dispersal in the great tit (Parus major): the causes, consequences and heritability of natal dispersal // J. Anim. Ecol.— 1979.— **48**.— P. 123—142.

Norberg U. M. Flight, Morphology and the Ecological Niche in some Birds and Bats // Symp. zool. Soc. Lond.— 1981.— N 48.— P. 173—197.

Perrins C. M., Moss D. Survival of young Great tits in relation to age of female parent // Ibis.— 1974.— **116**, N 2.— P. 220—224.

Tianen J., Hanski I. K. Wing shape variation of Finnish and Central European Willow Warblers Phylloscopus trochilus and Chiffchaffs Ph. collybita // Ibid.— 1975.— **127**.— P. 365—371.

Киевский университет (252017 Киев)
Институт зоологии АН Украины (252601 Киев)

Получено 16.01.90

Вікові та статеві відмінності форми вершини крила у великої синиці. Горошко О. А., Фесенко Г. В., Цвелих О. Н.— Вестн. зоол., 1992, № 2.— Молоді птахи виявилися достовірно більш гострокрилими в порівнянні із старими. Особливо виразна ця відміна між молодими і старими самками. Обговорюються причини та наслідки неоднорідності статево-вікових груп синиць за цією ознакою.

Age and Sex Wing Tip Shape Differences in Great Tit. Goroshko O. A., Fesenko G. V., Tsvelykh A. N.— Vestn. zool., 1992, N 2.— Young birds found to be significantly more acute winged in comparison with old ones. This difference is especially sharp between young and old females. Reasons and consequences of age-sex heterogeneity in tit-groups are discussed.